

Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento 14

Ciclos de seleção e modificações
na anatomia radicular do milho
Saracura sob alagamento

Paulo César Magalhães
Thiago C. de Souza
Fabrício J. Pereira
Evaristo M. de Castro
Sidney N. Parentoni

Exemplares desta publicação podem ser adquiridos na:

Embrapa Milho e Sorgo

Rod. MG 424 Km 45 CEP 35701-970 Sete Lagoas, MG

Caixa Postal 151

Fone: (31) 3027 1100

Fax: (31) 3027 1188

Home page: www.cnpms.embrapa.br

E-mail: sac@cnpms.embrapa.br

Comitê de Publicações da Unidade

Presidente: Antônio Álvaro Corsetti Purcino

Secretário-Executivo: Flávia Cristina dos Santos

Membros: Elena Charlotte Landau, Flávio Dessaune Tardin, Eliane Aparecida Gomes,
Paulo Afonso Viana e Clenio Araujo

Revisor de texto: Clenio Araujo

Normalização bibliográfica: Rosângela Lacerda de Castro

Editoração eletrônica: Communique Comunicação

1ª edição

1ª impressão (2009): 200 exemplares

Todos os direitos reservados.

A reprodução não-autorizada desta publicação, no todo ou em parte, constitui violação dos direitos autorais (Lei no 9.610).

Ciclos de seleção e modificações na anatomia radicular do milho Saracura sob alagamento / Paulo César Magalhães ... [et al.]. -- Sete Lagoas : Embrapa Milho e Sorgo, 2009.
22 p. : il. -- (Boletim de Pesquisa e Desenvolvimento / Embrapa Milho e Sorgo, ISSN 1217-1981; 14).

1. Milho. 2. Zea mays. 3. Raiz. 4. Água no solo. I. Magalhães, Paulo César. II. Série.

CDD 633.15 (21. ed.)

Sumário

Resumo.....	5
Introdução	6
Material e métodos	8
Resultados e discussão	10
Conclusões	20
Referências.....	21

Ciclos de seleção e modificações na anatomia radicular do milho Saracura sob alagamento

Paulo César Magalhães¹

Thiago C. de Souza²

Fabricao J. Pereira²

Evaristo M. de Castro³

Sidney N. Parentoni¹

Resumo

O alagamento é um problema encontrado em diversas áreas com potencial agrícola, afetando principalmente os produtores mais pobres. O milho “Saracura” BRS 4154 foi desenvolvido no intuito de possibilitar o seu plantio em regiões sujeitas ao alagamento, estando atualmente no seu 18º ciclo de seleção. O presente trabalho teve como objetivos verificar as modificações nas características anatômicas radiculares relacionadas com o alagamento e o seu incremento ou não ao longo dos 18 ciclos de seleção em comparação com 2 variedades controle (BR 107 e BRS 1010) submetidas ao alagamento intermitente de 2 dias. As amostras radiculares foram preparadas pelas microtécnicas apropriadas e analisadas em microscopia óptica. Foram observados em relação ao grupo controle e aos ciclos anteriores: aumentos na capacidade de formação de aerênquima;

¹ Pesquisadores Embrapa Milho e Sorgo. Caixa postal 151, 35701.970 - Sete Lagoas, MG, pcesar@cnpmc.embrapa.br

²Doutorandos em Fisiologia Vegetal, UFLA, Lavras, MG - Departamento de Biologia

³Professor Anatomia Vegetal, UFLA, Lavras, MG - Departamento de Biologia

diminuição no córtex; diminuição no diâmetro dos vasos; diminuição da camada subepidérmica; aumento na espessura do floema; e epiderme. Dessa forma, os sucessivos ciclos de seleção foram capazes de melhorar as características do milho Saracura e a sua adaptabilidade a ambientes alagados.

Introdução

O alagamento é um fator ambiental relativamente comum nas áreas cultivadas do planeta, gerando dificuldades para as produções agrícola e florestal. A América do Sul possui vários ambientes sujeitos ao alagamento, como as Florestas de Galeria, o Pantanal e os chamados solos de Várzea resultantes de um alagamento periódico na época das chuvas ou em cheias de rios (ANDRADE et al., 1999). No Brasil, aproximadamente 28 milhões de hectares de terras que sofrem alagamento possuem potencial como terras agricultáveis (VITORINO et al., 2001).

O alagamento pode ser provocado por fatores naturais, como a elevação dos níveis dos rios, ação de tempestades, cheias periódicas, drenagem inadequada do solo ou, ainda, por fatores antrópicos, como o excesso de irrigação (KOZLOWSKI, 1997). Tais fatores podem levar à condição de anoxia ou hipoxia, dependendo do teor de oxigênio do solo onde a planta está crescendo, desencadeando a expressão de proteínas específicas de estresse anaeróbico, os chamados polipeptídeos anaeróbios (ANPs) (LIAO; LIN, 2001).

No alagamento, ocorrem grandes alterações quanto à disponibilidade de oxigênio no solo, condição essencial para a manutenção do metabolismo aeróbico e, assim, uma produção de energia suficiente para que a planta cresça adequadamente (KOZLOWSKI, 1984). Essa redução no crescimento da planta está relacionada à diminuição da produção de ATP, resultante do metabolismo anaeróbico, fechamento estomático, menor

fotossíntese, absorção de nutrientes e translocação de carboidratos (KOZLOWSKI, 1984).

As plantas se adaptam às mudanças provocadas pelo alagamento, alterando seu metabolismo e sua estrutura anatômica para que possam sobreviver às exigências do novo ambiente. Assim, passam a produzir ATP pelo metabolismo anaeróbico, que, mesmo em pequenas quantidades, ajuda na manutenção dos meristemas, e formam um tecido especializado em armazenamento de oxigênio, promovido pela apoptose celular estimulada por etileno denominado aerênquima (DEW, 1997). O aerênquima pode ser induzido por outros fatores ambientais, como a deficiência nutricional, o que acontece quando ocorre deficiência de enxofre ao longo de 77 % da extensão da raiz, podendo levar à formação de raízes adventícias (BOURANIS et al., 2006). Por outro lado, a nutrição mineral também pode inibir a formação de aerênquimas, como ocorreu com a adição de cálcio, que participa da formação da parede celular e reduziu a formação de aerênquimas em milho Saracura (FERRER et al., 2005).

O milho é classificado como uma planta sensível ao estresse por anoxia, sendo que a produção dessa planta em ambientes sujeitos ao alagamento se tornaria inviável. A variedade Saracura (BRS 4154) foi desenvolvida pela Embrapa Milho e Sorgo para resistir a períodos de alagamento e, assim, tornar possível a sua produção nas diversas regiões onde esse tipo de estresse está presente (ALVES et al., 2002). Essa variedade apresentou melhoramentos quanto à produção, à sobrevivência e à capacidade para o desenvolvimento de aerênquima nas raízes e na parte aérea (ALVES et al., 2002).

Este trabalho teve como objetivo avaliar o efeito que os sucessivos ciclos de seleção promoveram nas estruturas anatômicas radiculares do milho Saracura BRS 4154 relacionadas com a tolerância ao alagamento.

Material e métodos

O experimento foi conduzido em casa de vegetação nas áreas experimentais da Embrapa Milho e Sorgo, em Sete Lagoas, MG. O milho Saracura está atualmente no seu 18º ciclo anual de seleção, em que é submetido ao alagamento intermitente e as plantas com melhores resultados são selecionadas. Neste experimento, foram codificados como C1 a C18, com a letra C representando a palavra “ciclo” e o número, o ciclo que a sigla representa.

Foi utilizado solo de várzea, adubado e colocado em vasos com capacidade de 20 kg. Os ciclos escolhidos foram C1, C3, C5, C7, C9, C11, C13, C15, C17 e C18, além dos genótipos BR 107, sensível ao alagamento, e o híbrido BRS 1010 como testemunhas. O delineamento experimental foi inteiramente casualizado, com 4 repetições, perfazendo um total 48 de vasos. Foram semeadas 6 sementes por vaso no plantio, desbastando mais tarde para 2 plantas.

O início do encharcamento do solo nos vasos foi no estágio de 6 folhas completamente desenvolvidas, quando o ponto de crescimento das plantas se encontrava acima do nível da superfície do solo. A adubação em cobertura foi realizada na dosagem de 100 kg ha⁻¹ de N, divididos em 10 aplicações semanais de 10 Kg ha⁻¹ de N (MAGALHÃES et al., 2001). As plantas foram submetidas ao alagamento em intervalos intermitentes de 2 dias, em que os vasos eram completamente encharcados e deixados sem nova adição de água até a próxima aplicação. A coleta das amostras para anatomia ocorreu em um período de 2 meses em relação à primeira aplicação do alagamento nas amostras.

Foi utilizada uma planta de cada vaso para a coleta de amostra de 5 raízes completas (contendo as regiões apical, de alongamento, pilífera e basal) por repetição, as quais foram fixadas em F.A.A. 70 (JOHANSEN, 1940) por 48 h e, posteriormente, preservadas em etanol 70 % até a data das análises. As análises anatômicas foram realizadas no Laboratório de

Anatomia Vegetal da Universidade Federal de Lavras, em Lavras, MG. As raízes foram cortadas na região de $4 + 0,5$ cm a partir do ápice radicular (MELO et al., 2007) e esses fragmentos foram utilizados para a realização dos cortes transversais em micrótomo de mesa. Os cortes foram clarificados com hipoclorito de sódio 5 % por 10 min, Kraus e Arduin (1997) reidratados por 10 min, corados com astrablau (solução de safranina e azul de astra) e montados em lâminas com glicerina 50 %.

As lâminas foram observadas em microscópio óptico com câmera digital acoplada, com a qual foram realizadas as fotomicrografias dos cortes. Essas foram utilizadas para as medições dos parâmetros anatômicos em um programa de análise de imagem - Imagetool freeware - calibrado com uma régua microscópica fotografada nos mesmos aumentos das fotografias. Os parâmetros anatômicos mensurados foram: área de aerênquima encontrada no córtex; proporção de aerênquima encontrado no córtex; proporção da área do cilindro vascular em relação à área total da raiz; proporção da área do córtex em relação à área total da raiz; espessura do córtex; espessura da camada de células suberizadas presentes na região da hipoderme; circunferência total da raiz; circunferência do cilindro vascular; proporção entre a circunferência do cilindro vascular e a circunferência total; diâmetro das células corticais; espessura da epiderme; espessura da endoderme; diâmetro das células do metaxilema; diâmetro das células do parênquima do cilindro vascular; e espessura do floema no cilindro vascular. Foram realizadas 4 medições de cada característica anatômica em cada repetição e utilizou-se a média para definir o valor da característica para cada planta. A proporção de aerênquima foi calculada com base na divisão da área total de aerênquima formado pela área total do córtex.

Os dados foram testados quanto à normalidade pelo teste de Shapiro-Wilk e quanto à homocedacidade pelo teste de Lavene, sendo todos com distribuição normal e variâncias homogêneas. Foi realizada análise de variância com o teste de F para detectar as diferenças entre os tratamentos e o teste de Skott-Knott a 5 % para a separação das diferentes

médias.

Resultados e discussão

Pode-se observar um aumento significativo na formação de aerênquimas ao longo dos ciclos de seleção, uma vez que a área total de aerênquima do primeiro ciclo (C1) representa apenas 10,8 % da área do último ciclo de seleção (C18) (Tabela 1). Em comparação com a testemunha BR 107, o incremento na área de aerênquima foi ainda mais acentuado, sendo que a área de aerênquima dessa variedade representa apenas 2 % daquela encontrada em C18. A BRS 1010 apresentou valores mais altos que a outra testemunha e menores que o último ciclo de seleção, ficando entre os valores dos ciclos intermediários (Tabela 1 e Figura 1).

Tabela 1. Valores observados nos tecidos radiculares de milho Saracura e de testemunhas sob alagamento intermitente relacionados com a formação de aerênquima e com a condutividade hidráulica

Ciclos	AAE (mm ²)	PA (%)	PCV (%)	PC (%)	EC (µm)	CS (µm)
C1	0,21 d	08,22 c	0,32 a	0,68 a	615,04 a	060,56 b
C3	0,23 d	10,69 c	0,25 a	0,76 a	715,08 a	149,96 a
C5	0,52 c	35,37 b	0,18 a	0,82 a	556,97 b	093,23 b
C7	0,80 b	33,16 b	0,29 a	0,71 a	482,09 b	071,41 b
C9	1,02 b	34,59 b	0,26 a	0,74 a	673,68 a	117,41 a
C11	1,05 b	34,11 b	0,30 a	0,70 a	531,98 b	091,91 b
C13	0,69 c	41,91 a	0,24 a	0,75 a	601,72 b	099,46 b
C15	0,44 c	42,17 a	0,30 a	0,70 a	446,39 b	100,00 a
C17	0,92 b	47,53 a	0,27 a	0,73 a	483,67 b	081,26 b
C18	1,95 a	46,59 a	0,24 a	0,76 a	476,90 b	068,81 b
BR 107	0,04 d	01,71 c	0,30 a	0,70 a	657,21 a	134,53 a
BRS 1010	0,90 b	35,31 b	0,30 a	0,70 a	465,10 b	088,57 b

AAE= Área de aerênquima encontrada no córtex; PA = Proporção de aerênquima encontrado no córtex; PCV = Proporção do cilindro vascular em relação à área total da raiz; PC = Proporção do córtex em relação à área total da raiz; EC = Espessura do córtex; CS = espessura da camada de células suberizadas presentes na região da hipoderme. As médias das colunas seguidas de letras distintas são diferentes pelo teste de Skott-Knott a 5 %

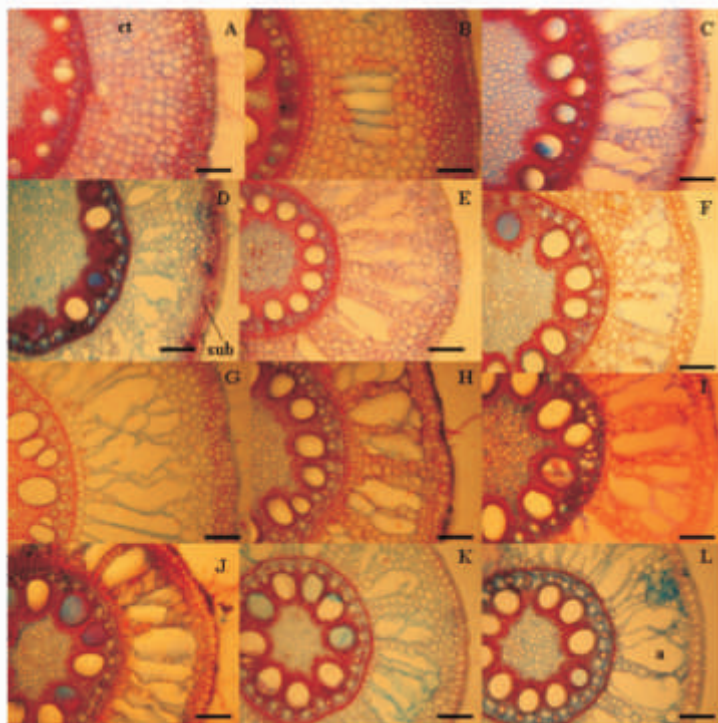


Figura 1. Seções transversais de raízes dos ciclos de seleção do milho Saracura e das testemunhas, sob alagamento intermitente, ilustrando progressão na formação de aerênquima, redução nos tecidos corticais e na camada com espessamento na região subepidérmica. ct = córtex, a = aerênquima, sub = camadas subepidérmicas com lignificação. A = BR107, B = C1, C = C3, D = C5, E = BRS 1010, F = C7, G = C9, H = C11, I = C13, J = C15, K = C17, L = C18. A barra corresponde a 200 μ m

A proporção de aerênquima formado em relação à área total do córtex teve um aumento ao longo dos vários ciclos seletivos (Tabela 1), sendo significativo em relação à testemunha BR 107 a partir do ciclo C5. A partir do ciclo C13, observou-se um aumento nessa característica em relação às duas testemunhas e aos ciclos iniciais (Tabela 1).

A formação de aerênquima em raízes de milho ocorre em resposta ao estresse por hipoxia, sendo do tipo lisígeno, e começa na região central do córtex, espalhando-se, posteriormente, para o restante do córtex de forma radial e tangencial. O desenvolvimento do aerênquima leva à formação de espaços intercelulares conectados ao longo do eixo da raiz, que facilitam a difusão dos gases (GUNAWARDENA, 2008) e, conseqüentemente, permitem uma melhor distribuição do O₂ nos tecidos. Dessa forma, possibilitam o metabolismo aeróbico, não restringindo a produção de ATP de maneira tão severa. A apoptose (morte celular programada) ocorre no início do desenvolvimento da célula, quando ela ainda está com menos de 12 h de vida e em uma região com mais de 10 mm de distância da ponta da raiz (GUNAWARDENA, 2008). A manutenção dos níveis de ATP permite que o meristema apical continue ativo (LIAO; LIN, 2001); com isso, o crescimento da raiz não fica tão limitado.

As proporções da área do córtex e do cilindro vascular não foram diferentes nos ciclos ou no grupo controle (Tabela 1). As áreas do córtex e do cilindro vascular podem ter influência na difusão de água e de gases e parece não ter influenciado diretamente os mecanismos de tolerância da variedade Saracura ao longo dos ciclos.

Contudo, a espessura do córtex diminuiu ao longo dos ciclos de seleção (Tabela 1 e Figura 1), reduzindo em 22,6 % a sua espessura no ciclo C18 em relação ao C1 e em 27,5 % em relação à variedade BR 107. A formação de aerênquimas pode reduzir de forma significativa a condutividade hidráulica da raiz (FAN et al., 2007), sendo essa condutividade essencial para a manutenção do fluxo transpiratório e a distribuição de nutrientes ao longo da planta pelo fluxo do xilema. Pode-se relacionar a redução na espessura do córtex com a diminuição da distância necessária para a água chegar ao cilindro vascular, melhorando a condutividade hidráulica.

Essa explicação pode ser também aplicada à diminuição observada na camada suberizada abaixo da epiderme da raiz (Tabela 1 e Figura 1) como

componente do córtex, a qual teve uma redução de 54,22 % em relação aos ciclos iniciais (C3) e de 48,74 % em relação à variedade BR 107 em comparação com os valores do último ciclo (C18). A camada lignificada é uma forte barreira apoplástica e a sua redução diminui a resistência ao fluxo de água para o cilindro vascular, conservando, assim, a condutividade hidráulica da raiz.

A relação entre a proporção de área do córtex que não se alterou e a espessura desse tecido que foi reduzida ao longo dos tratamentos pode ser definida como um investimento das plantas em manter a área disponível para a formação de aerênquima e, ainda, manter a condutividade hidráulica com a redução da espessura do córtex. Pode-se observar que a espessura do córtex influi na área total desse tecido; contudo, a espessura não é o único parâmetro que influencia na área, pois, se isso acontecesse, com a redução da espessura do córtex haveria também uma redução na proporção dessa área em relação à área total. Assim, um modelo como o da Figura 2 explica como pode ocorrer uma diminuição da espessura e, ainda assim, a planta manter uma área igual.

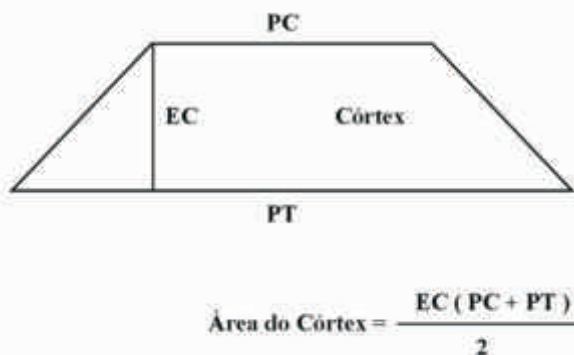


Figura 2. Modelo para representar a área do córtex e facilitar o entendimento do comportamento das variáveis de área e espessura do córtex. EC = espessura do córtex (altura do trapézio), PC = perímetro do cilindro vascular (base menor do trapézio), PT = perímetro total da raiz (base maior do trapézio)

A geometria do córtex (se observado aberto como uma faixa) é a de um trapézio, com a base menor sendo formada pelo perímetro do cilindro vascular e a base maior sendo formada pelo perímetro total da raiz, delimitado pela epiderme. A altura do trapézio é composta pela distância entre as duas bases perpendiculares e essa é a medida da espessura do córtex. Pela fórmula utilizada para o cálculo da área do trapézio (Figura 2), podemos observar que, para manter uma área do córtex quando ocorre a diminuição da espessura do mesmo, devem-se aumentar os valores do perímetro do cilindro vascular ou do perímetro total da raiz ou, mesmo, aumentar os dois parâmetros proporcionalmente e, assim, compensando a diminuição na espessura do córtex. Esses fatos podem ser observados na Tabela 2. Isso mostra que a proporção entre os perímetros (as bases do trapézio) não se alteram como é indicado na Tabela 2 e, assim, os aumentos ocorrem em ambos os perímetros quando são necessários para preservar a área do córtex. Esse fenômeno ocorreu neste trabalho e aqui fica registrado uma tentativa de explicar tal fenômeno, lembrando que as alterações mantiveram a área disponível para a formação de aerênquima e ainda a condutividade hidráulica, contribuindo de forma excepcional para a adaptação dessas plantas ao ambiente alagado.

Tabela 2. Valores observados para os perímetros total da raiz e do cilindro vascular e a proporção entre os mesmos para o milho Saracura e para testemunhas sob alagamento intermitente

Ciclos	CT	CC	PP
C1	1,10 a	0,62 a	0,56 a
C3	1,13 a	0,57 a	0,45 a
C5	0,77 b	0,33 b	0,43 a
C7	1,05 a	0,57 a	0,54 a
C9	1,13 a	0,59 a	0,51 a
C11	1,18 a	0,64 a	0,55 a
C13	0,80 b	0,40 b	0,49 a
C15	0,68 b	0,37 b	0,54 a
C17	0,91 b	0,47 b	0,52 a
C18	1,32 a	0,65 a	0,49 a
BR 107	0,99 a	0,56 a	0,53 a
BRS 1010	1,07 a	0,58 a	0,54 a

CT= circunferência total da raiz; CC= circunferência do cilindro vascular; PP= proporção entre a circunferência do cilindro vascular e a circunferência total. As médias das colunas seguidas de letras distintas são diferentes pelo teste de Skott-Knott a 5 %

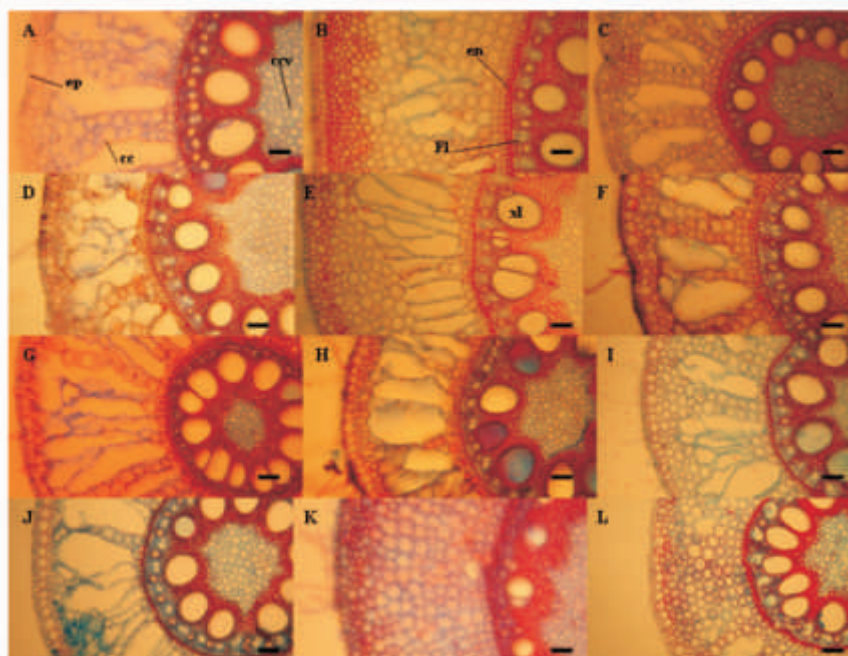
As células do córtex exibiram um aumento em seu diâmetro nos ciclos de seleção do milho Saracura em comparação com as testemunhas (Tabela 3 e Figura 3). Os valores do C18 corresponderam a um aumento de 21,98 % em relação ao BR 107 e ao BRS 1010. O aumento no tamanho das células corticais pode estar relacionado à diminuição do número de camadas celulares do córtex e à formação de maiores espaços intercelulares, que auxiliam na manutenção de um sistema de difusão de gases contínuo com o aerênquima formado. Células maiores geram espaços intercelulares maiores por não conseguirem um contato entre toda a extensão de sua parede celular.

Tabela 3. Características quantitativas das células de tecidos radiculares dos ciclos de seleção do milho Saracura e de testemunhas sob alagamento intermitente

Ciclos	CC (μm)	EP (μm)	EM (μm)	DX (μm)	CCV (μm)	FL (μm)
C1	54,20 b	34,07 a	30,27 a	149,96 a	46,59 a	71,87 a
C3	68,20 a	34,79 a	25,45 a	131,69 b	33,61 b	76,69 a
C5	42,42 c	30,49 b	21,49 b	100,41 c	37,52 a	55,35 b
C7	51,56 b	27,69 b	21,63 b	111,18 c	37,57 a	62,10 b
C9	51,34 b	30,12 b	21,95 b	105,88 c	38,68 a	54,36 b
C11	50,66 b	33,27 a	28,22 a	102,02 c	36,08 a	56,39 a
C13	54,90 b	34,02 a	22,34 b	098,47 c	36,69 a	72,87 a
C15	53,68 b	31,82 a	21,41 b	096,93 c	36,99 a	64,19 a
C17	52,79 b	31,44 a	26,09 a	100,97 c	34,47 b	65,84 a
C18	54,62 b	34,82 a	24,64 a	096,04 c	39,09 a	77,62 a
BR 107	44,78 c	28,25 b	22,36 b	093,50 c	32,84 b	48,32 b
BRS 1010	44,90 c	26,68 b	25,80 a	104,70 c	35,13 b	47,58 b

CC= Diâmetro das células corticais; EP= Espessura da epiderme; EN= Espessura da endoderme; DX= Diâmetro das células do xilema; CCV= Diâmetro das células do parênquima do cilindro vascular; FL= Espessura do floema no cilindro vascular. As médias das colunas seguidas de letras distintas são diferentes pelo teste de Skott-Knott a 5 %

Figura 3. Detalhes de seções transversais das raízes de diferentes ciclos de seleção do milho Saracura e das testemunhas, sob alagamento intermitente, identificando as células mensuradas. Ep = epiderme, cc = célula do córtex, cc v= célula do cilindro vascular, em = endoderme, Fl = floema. A = C1, B = C3, C = C5, D = C7, E = C9, F = C11, G = C13, H = C15, I = C17, J = C18, K = BR107, L = BRS 1010. A barra indica 100µm



A espessura da epiderme aumentou em 23,54 % no ciclo C18 em relação à variedade BR 107 e em 30, 49% em relação à variedade BRS 1010 (Tabela 3 e Figura 3). Esse aumento na epiderme forma dois grupos estatisticamente distintos e a variedade Saracura foi superior na maioria dos seus ciclos de seleção em comparação aos controles. Essa é uma característica favorável para a variedade Saracura e pode contribuir para a sua taxa de sobrevivência e manutenção do sistema radicular, pois forma uma barreira (ESAÚ, 1974) contra a entrada de micro-organismos

patogênicos, evitando infecções e lesões nos tecidos causadas por tais agentes, e contra a entrada de substâncias tóxicas presentes em solo alagado. Sendo o ambiente alagado propício para a propagação de bactérias anaeróbias e de substâncias tóxicas (KOZLOWSKI, 1997), a sobrevivência nesse ambiente pode se relacionar ao impedimento da penetração desses agentes na raiz.

A endoderme foi aumentada em 26,7 % nas maiores médias, que englobam os ciclos de seleção do milho Saracura e o híbrido BRS 1010 (Tabela 3 e Figura 3) quando comparadas à variedade BR 107. O ganho em espessura da endoderme está relacionado à formação de uma barreira apoplástica contra a entrada de patógenos ou ao refluxo de água ou gases, ajudando na manutenção da condutividade hidráulica radicular.

Foi observada uma diminuição do diâmetro dos vasos do metaxilema ao longo dos ciclos de seleção do milho Saracura se aproximando dos valores medidos nas testemunhas. No ciclo C18, essa diminuição foi de 37,4 % em comparação aos ciclos iniciais (C1). Esse é um fato que beneficia a planta, pois vasos de xilema com diâmetro menor fazem com que a coluna de água conduzida encoste nas paredes dos elementos de vaso, não deixando espaços propícios para a formação de bolhas de ar que causam cavitação (HACKE; SPERRY, 2001). Assim, a diminuição do diâmetro dos vasos foi uma importante característica ganha durante a seleção do milho Saracura, mantendo a condutividade hidráulica da planta.

As células do parênquima do cilindro vascular exibiram um aumento em seu diâmetro no último ciclo e na maioria dos outros ciclos em relação às testemunhas. Contudo, os ciclos C3 e C17 apresentaram valores semelhantes aos das testemunhas (Tabela 3). O aumento no tamanho dessas células pode ser relacionado ao aumento do diâmetro do cilindro vascular. O aumento do diâmetro do cilindro vascular e a diminuição do diâmetro do córtex observados podem ser relacionados a um ganho na condutividade hidráulica nas raízes do milho Saracura.

A espessura do floema foi aumentada em 60,63 % no ciclo C18 junto com

as maiores médias em relação aos grupos controle (Tabela 3 e Figura 3). Esse aumento significativo contribui para a adaptação da planta por auxiliar no fluxo de fotossintatos da parte aérea para as raízes, promovendo o correto crescimento e a sobrevivência do sistema radicular. A produção de ATP é reduzida com a diminuição da quantidade de O₂ disponível, pois a rota metabólica é desviada para a anaerobiose (KOZLOWSKI, 1984). A planta necessita, então, de uma maior quantidade de carboidratos para utilização na glicólise e consequente produção de ATP, pois esses carboidratos são subaproveitados. Dessa forma, aumentos de espessura do floema e, possivelmente, do fluxo de carboidratos nesse tecido fornecem mais substrato respiratório para as plantas que podem, então, exibir uma maior tolerância ao alagamento.

Conclusões

1. Os sucessivos ciclos de seleção do milho Saracura otimizaram as características anatômicas radiculares essenciais ao bom desempenho das plantas ao estresse por alagamento intermitente.
2. Os ciclos de seleção aumentaram a capacidade de produzir aerênquima, suas barreiras apoplásticas e características que ajudam na manutenção da condutividade hidráulica das plantas.
3. Um modelo é proposto para explicar as relações das áreas do córtex e de aerênquimas, além dos perímetros do cilindro vascular e total da raiz.

Referências

ALVES, J. D.; MAGALHÃES, M. M.; GOULART, P. F. P.; DANTAS, B. F.; GOUVÊA, J. A.; PURCINO, R. P.; MAGALHÃES, P. C.; FRIES, D. D.; LIVRAMENTO, D. E.; MEYER, L. E.; SEIFFERT, M.; SILVEIRA, T. Mecanismos de tolerância da variedade de milho “Saracura” (BRS 4154) ao encharcamento. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete lagoas, v. 1, n.1, p. 33-40, jan. 2002.

ANDRADE, A. C. S.; RAMOS, F. N.; SOUZA, A. F.; LOUREIRO, M. B.; BASTOS, R. Flooding effects in seedlings of *Cytharexylum myrianthum* Cham. and *Genipa americana* L.: responses of two neotropical lowland tree species. **Revista Brasileira de Botânica**, São Paulo, v. 22, n. 2, p. 281-285, 1999.

BOURANIS, D. L.; CHORIANOPOULOU, S. N.; KOLLIAS C.; MANIOU, P.; PROTONOTARIOS V. E.; SIYIANNIS, V. F.; HAWKESFORD, M. J.; Dynamics of aerenchyma distribution in the cortex of sulfate-deprived adventitious roots of maize, **Annals of Botany**, Oxford, v. 97, p. 695-704, 2006.

DEW, M. C. Oxygen deficiency and root metabolism: injury and acclimation under hypoxia and anoxia, **Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology**, Palo Alto, v. 48, p. 223-250, 1997.

ESAÚ, K. **Anatomia das plantas com sementes**. São Paulo: Edgard Blucher, 1974. 293 p.

FAN, M.; BAI, R.; ZHAO, X.; ZHANG, J. Aerenchyma formed under phosphorus deficiency contributes to the reduced root hydraulic conductivity in maize roots. **Journal of Integrative Plant Biology**, v. 49, n. 5, p. 598-604, 2007.

FERRER, J. L. R.; MAGALHÃES, P. C.; ALVES, J. D.; VASCONCELOS, C. A.; DELÚ FILHO, N.; FRIES, D. D.; MAGALHÃES, M. M.; PURCINO, A. A. C. Calcium relieves the deleterious effects of hypoxia on a maize cultivar selected for waterlogging tolerance. **Revista Brasileira de Milho e Sorgo**, Sete Lagoas, v. 4, n. 3, p. 381-389, 2005.

GUNAWARDENA, A. H. L. A. N. Programmed cell death and tissue remodelling in plants. **Journal of Experimental Botany**, Oxford, v. 59, n. 3, p. 445-451, 2008.

HACKE, U. G.; SPERRY, J. S. Functional and ecological xylem anatomy. **Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics**, v. 4, n. 2, p. 97-115, 2001.

JOHANSEN, D. A. **Plant microtechnique**. 2. ed. New York: McGraw-Hill, 1940. 300 p.

KOZLOWSKI, T. T. Plant responses to flooding of soil. **BioScience**, Washington, v. 34, n. 3, p. 162-167, 1984.

KOZLOWSKI, T. T. Responses of woody plants to flooding and salinity. **Tree Physiology Monograph**, Victoria, v.1, p. 1-29, 1997.

KRAUS, J. E.; ARDUIM, M. **Manual básico de métodos em morfologia vegetal**. Seropédica: EDUR, 1997. 221 p.

LIAO, C. T.; LIN C. H. Physiological adaptation of crop plants to flooding stress. **Proceedings of National Science Council**, Taipei, v. 25, n. 3, p. 148-157, 2001.

MAGALHÃES, P. C.; DURÃES, F. O. M.; ANDRADE, C. de L. T. de; OLIVEIRA, A. C. de; SOUZA, I. R. P. de; GAMA E. E. G. Adaptação do milho a diferentes condições de alagamento. In: CONGRESSO BRASILEIRO DE FISILOGIA VEGETAL, 8., 2001, Ilhéus, BA. **Anais...** Ilhéus: SBFV, 2001. 1 CD-ROM.

MELO, H. C.; CASTRO, E. M.; SOARES, A. M.; MELO, L. A.; ALVES, J. D. Alterações anatômicas e fisiológicas em *Setaria anceps* Stapf ex Massey e *Paspalum paniculatum* L. sob condições de déficit hídrico. **Hoehnea**, São Paulo, v. 34, n. 2, p. 145-153, 2007.

VITORINO, P. G.; ALVES, J. D.; MAGALHÃES, P. C.; MAGALHÃES, M. M.; LIMA, L. C. O.; OLIVEIRA, L. E. M. Flooding tolerance and cell wall alterations in maize mesocotyl during hypoxia. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, Brasília, v. 36, n. 8, p. 1027-1035, 2001.